Institut royal des Sciences naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

BULLETIN | MEDEDELINGEN

Tome XXXIV, n° 27 | Deel XXXIV, nr 27
Bruxelles, septembre 1958. | Brussel, september 1958.

NOUVEAU SCHEMA DE CLASSIFICATION DES ARCHODONATES ET DES EPHEMEROPTERES,

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

La systématique des Ephéméroptères a longtemps reposé sur un développement des travaux de A. E. EATON (1871, 1883-1888), eux-mêmes inspirés en partie de celui de F. J. PICTET (1843-1845). C'est-à-dire que la totalité des espèces connues étaient distribuées en un certain nombre de familles, groupées en trois superfamilles. La seule originalité de certains auteurs consistait à rétrograder ces catégories taxonomiques sur un plan inférieur, certains allant jusqu'à ne reconnaître qu'une unique famille, avec trois sous-familles et plusieurs sections, tribus, etc.

Lorsque des Ephémères fossiles ont été connus, il a fallu adapter le schéma existant. On a alors admis qu'il fallait scinder le groupe en deux blocs, l'un réservé à une forme du Carbonifère, l'autre subdivisé à son tour de manière à séparer les formes du Permien des espèces plus récentes.

Malheureusement, les paléontologues ont généralement négligé de tenter l'élaboration d'un schéma général et complet de classification comprenant à la fois les formes fossiles et les formes actuelles. Seul, A. LAMEERE (1917, 1934) s'y est essayé, à une époque, hélas, où bien des formes éteintes étaient encore fort mal déchiffrées. Bien vite d'ailleurs, certains auteurs ont cru pouvoir affirmer que les Ephémères fossiles n'avaient avec ceux vivant de nos jours d'autre parenté qu'une communauté d'origine. Cette solution de facilité a été reprise avec empressement par des compilateurs peu avertis.

Tout récemment, G. F. EDMUNDS et J. R. TRAVER (1954) ont proposé un nouveau schéma de classification, ayant le mérite de distribuer les divers genres connus dans un nombre accru de superfamilles qui, dans l'ensemble, répondent manifestement mieux à la réalité. Ce travail, malheureusement, ne traite à nouveau que des formes actuelles. Cette non-inclusion des fossiles, jointe à un certain désaccord de ma part sur quelques points de vue contenus implicitement dans le travail de ces auteurs, m'a amené à tenter la présentation d'une synthèse de nos connaissances sur la totalité des formes éphéméroptériennes, tant fossiles qu'actuelles, et à proposer un nouveau schéma général de classification. Pour des raisons exposées ci-après, j'y ai joint les Archodonates, fossiles carboniféro-permiens.

Ce travail est en cours de réalisation, et pourra être long à terminer. C'est pourquoi je me suis résolu à en donner, dès à présent, un exposé résumé. Pour des raisons évidentes, je renverrai souvent à diverses notes que j'ai publiées au cours des dernières années sur la position systématique de plusieurs familles tant actuelles que fossiles.

PROPOSITION DE CONSTITUTION D'UN SUPER-ORDRE GROUPANT LES ARCHODONATES ET LES EPHEMEROPTERES.

Comme on sait, les Ephéméroptères ont, pour principal caractère évolutif au cours des temps, l'atrophie progressive de divers organes : le paracerque, les pattes et, surtout, les ailes postérieures. Ce que, par contre, on néglige généralement, c'est de noter que ce type évolutif est parallélisé par les Archodonates, bien que B. B. ROHDENDORF l'ait fait remarquer dès 1949. Or, les Archodonates ne diffèrent des Ephéméroptères que par des détails anatomiques peu importants. Il est donc permis, jusqu'à preuve du contraire, de supposer que cette similitude dans la morphologie et l'évolution est la traduction « en clair » de potentiels héréditaires tellement proches qu'ils ne peuvent s'expliquer que par une communauté d'origine, encore impossible d'ailleurs à situer chronologiquement.

Pour le moment, on ne connaît pas encore — ou, peut-être, simplement n'identifie-t-on pas encore parmi les fossiles connus — de représentants des formes ancestrales communes aux deux groupes. Néanmoins, je crois indiqué, dès à présent, de grouper les uns et les autres dans une coupe taxonomique, de valeur super-ordinale (1).

Ce super-ordre doit être doté d'un nom. L'emploi du terme *Ephemeroptera* à la fois pour un ordre des *Ephemeroptera* s. str. et pour un super-

(1) Cette coupe super-ordinale remplacera, dans le système de A. V. MARTYNOV (1938), le super-ordre des Ephéméroptères, groupe taxonomique que je ramène ici au rang d'ordre tout comme les Archodonates. L'ordonnance générale de la classification des Paléoptères ne subit ainsi qu'un minimum de perturbation.

ordre où l'on placerait aussi l'ordre des *Archodonata*, n'est pas à préconiser. Sans doute, la création d'un terme nouveau serait aisée; mais, devant l'encombrement déjà marqué de la nomenclature par des noms que l'usage a fait abandonner, j'estime plus indiqué de rechercher d'abord si, dans les « laissés pour compte », il n'en serait pas un qu'il suffirait de rajeunir un peu pour pouvoir l'employer ici. Aussitôt, nous avons le choix entre quatre termes employés autrefois pour les Ephémères (les Archodonates sont de création trop récente pour nous offrir de bons synonymes). Ce sont : *Anisoptera* STEPHENS, 1835; *Plectoptera* PACKARD, 1886; *Ephemeroptera* HAECKEL, 1896; et *Archipterygota* BÖRNER, 1909. Le premier et le plus ancien de ces termes serait certes tout indiqué, puisqu'il fait justement allusion au caractère principal des Ephémères et des Archodonates; il est malheureusement réservé maintenant à un sous-ordre d'Odonates; les 2e et 3e sont actuellement utilisés respectivement pour un sous-ordre et pour l'ordre lui-même renfermant les Ephémères. Le 4e, seul, n'est plus employé; on pourrait donc l'adopter. Cependant, je crois bien faire en lui substituant un terme plus court, quoique lui ressemblant fort. Je veux parler du nom *Archiptera* HAECKEL, d'ailleurs plus ancien (1896). Sans doute, E. HAECKEL rassemblait dans les *Archiptera* non seulement les Ephémères, mais encore les Odonates, les Plécoptères, les Embioptères, les Mallophages... Mais ces derniers groupes ont depuis lors été distraits, et placés respectivement dans les super-ordres des Odonatoptères, des Blattoptéroïdes et des Psocoptéroïdes. Aucune confusion n'est donc plus possible et, à mon avis, l'emploi du terme proposé n'offre pas d'inconvénient, si on lui accorde une portée beaucoup plus restreinte que celle lui reconnue il y a soixante ans. On trouvera sa nouvelle diagnose ci-après, avec un exposé des caractères des groupes systématiques à y inclure.

REDÉFINITION DES *Archiptera* s. restr.

Paléoptères se distinguant des autres composantes du groupe par la possession, en principe, d'un paracerque aussi long que les cerques latéraux, et l'existence de nervures supplémentaires dites « intercalaires », placées entre les nervures longitudinales principales des quatre ailes, celles-ci étant sub-homonomes.

On connaît certes des Paléodictyoptères porteurs d'un paracerque *(Dunbaria)*, et des formes affines pourvues d'intercalaires *(Syntonoptera, Aedoeophasma, Lithoneura)*; mais les *Archiptera* se reconnaîtront à la présence à la fois des deux structures.

A l'origine, la nervation alaire des Archiptères est construite sur un plan très simple : Costa formant le bord antérieur de l'aile, sauf à l'extrême base; Subcosta parallèle à la précédente; Radius simple, parallèle à la subcosta, avec un secteur issu non loin de la base de l'aile et

ramifié; Médiane antérieure issue de la base de l'aile, portant toujours plusieurs branches en principe orientées vers l'arrière; Médiane postérieure de même type; Cubitale se divisant dès la base en deux branches, la postérieure toujours simple, l'antérieure pourvue de rameaux orientés vers l'arrière; Anales simples, séparées par des intercalaires. Ces diverses nervures constituent un ensemble dont les composantes sont alternativement convexes et concaves. La nervulation transverse dérive par simplification directe d'un archédictyon en réseau, qui persiste encore par places chez les formes les plus anciennes.

Au cours de l'évolution, la nervation montre d'abord une multiplication secondaire des nervures longitudinales, par réarrangement du réseau transverse primitif, puis, ultérieurement, la raréfaction relativement indépendante de ces nervures secondaires et des nervules transverses.

Les principaux autres phénomènes évolutifs sont, comme dit plus haut, la perte du paracerque, l'atrophie progressive des pattes et des gonostyles, et la réduction également progressive du métanotum et de l'aile II au profit du mésonotum et de l'aile I.

L'étude des modalités de réalisation de ces divers processus amène à grouper les divers Archiptères en un certain nombre de coupes taxonomiques. On voudra bien noter que si celles-ci reposent, comme toujours, sur des caractères avant tout morphologiques, leur définition sera commandée essentiellement par des considérations phylogéniques. C'est-à-dire que, contrairement à ce qui a souvent été fait auparavant, les critères taxonomiques seront utilisés en leur accordant une valeur susceptible de varier suivant les lignées auxquelles ils seront appliqués. Partant du principe, reconnu depuis longtemps, que la morphologie imaginale n'a pu évoluer que moins rapidement que celle des larves, ce sont les caractères structuraux des adultes qui, la plupart du temps, auront la priorité en cas de doute. Chaque cas sera d'ailleurs discuté séparément, le moment venu. Dès à présent cependant, je dois dire que ce point de vue doit probablement être à l'origine des divergences que l'on pourra constater entre ma classification et celle de G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER.

Avant d'exposer les raisons de ces divergences, et dans le but de faciliter la compréhension de certaines allusions à l'une ou l'autre coupe systématique, je donnerai ci-dessous le schéma que j'ai adopté pour la classification des *Archiptera*. J'insisterai toutefois sur le fait que je me suis abstenu de discuter la valeur de certains genres, qui apparemment devront être plus tard rétrogradés au rang de sous-genres. Le cas inverse existe aussi. Je réserve leur discussion pour le travail plus important annoncé dans l'introduction de cette note. Pour des raisons analogues, et m'inspirant du travail de G. F. EDMUNDS & TRAVER (loc. cit.), je n'ai pas envisagé ici les rapports phylogénétiques des genres et sous-genres. Leur énumération sera donc, provisoirement, strictement alphabétique, et sans citation des synonymes.

SCHÉMA DE CLASSIFICATION DES *Archiptera* s. restr.

Super-ordre *ARCHIPTERA* HAECKEL, 1896, s. restr.

Ordre *ARCHODONATA* MARTYNOV, 1931.

Superfamille Rectineuroidea superfam. nov.

Famille Rectineuridae DEMOULIN, 1954.

Sous-famille *Rectineurinae* subfam. nov. — 1 genre fossile : *Rectineura* BOLTON, 1934.

Superfamille Permothemistoidea superfam. nov.

Famille Doteridae DEMOULIN, 1954.

Sous-famille *Doterinae* subfam. nov. — 1 genre fossile : *Doter* SELLARDS, 1907.

Famille Kansasiidae DEMOULIN, 1954.

Sous-famille *Kansasiinae* subfam. nov. — 1 genre fossile : *Kansasia* TILLYARD, 1937.

Famille Permothemistidae MARTYNOV, 1937.

Sous-famille *Permothemistinae* subfam. nov. — 3 genres fossiles : *Ideliella* ZALESSKY, 1937; *Permothemidia* ROHDENDORF, 1940; *Permothemis* MARTYNOV, 1935.

Ordre *EPHEMEROPTERA* HAECKEL, 1896.

Sous-ordre *PROTEPHEMEROPTERA* DEMOULIN, 1956.

Superfamille Triplosoboidea DEMOULIN, 1956.

Famille Triplosobidae HANDLIRSCH, 1908.

Sous-famille *Triplosobinae* DEMOULIN, 1956. — 1 genre fossile : *Triplosoba* HANDLIRSCH, 1908.

Sous-ordre *PLECTOPTERA* PACKARD, 1886.

Superfamille Protereismatoidea superfam. nov.

Famille Protereismatidae TILLYARD, 1932.

Sous-famille *Protereismatinae* subfam. nov. — 1 genre fossile : *Protereisma* SELLARDS, 1907.

Famille Misthodotidae TILLYARD, 1932.

Sous-famille *Misthodotinae* subfam. nov. — 1 genre fossile : *Misthodotes* SELLARDS, 1909.

Famille Eudoteridae DEMOULIN, 1954.

Sous-famille *Eudoterinae* subfam. nov. — 1 genre fossile : *Eudoter* TILLYARD, 1936.

Superfamille Palingenioidea superfam. nov.

Famille Mesephemeridae LAMEERE, 1917.

Sous-famille *Mesephemerinae* subfam. nov. — 2 genres fossiles : *Palingeniopsis* MARTYNOV, 1932; *Mesephemera* HANDLIRSCH, 1908.

Famille Behningiidae MOTAS & BACESCO, 1937.

Sous-famille *Behningiinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 1 genre actuel : *Behningia* LESTAGE, 1929.

Famille Palingeniidae KLAPALEK, 1909, restr.

Sous-famille *Palingeniinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 6 genres actuels : *Anagenesia* EATON, 1883; *Chankagenesia* BULDOVSKY, 1935; *Cheirogenesia* DEMOULIN, 1952; *Mortogenesia* LESTAGE, 1923; *Palingenia* BURMEISTER, 1839; *Plethogenesia* ULMER, 1920.

Superfamille Ephemeroidea EDMUNDS & TRAVER, 1954, restr.

Famille Euthyplociidae EDMUNDS & TRAVER, 1954.

Sous-famille *Euthyplociinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 6 genres actuels : *Afroplocia* LESTAGE, 1939; *Campylocia* NEEDHAM & MURPHY, 1924; *Euthyplocia* EATON, 1871; *Exeuthyplocia* LESTAGE, 1918; *Mesoplocia* DEMOULIN, 1952; *Polyplocia* LESTAGE, 1921.

Famille Polymitarcyidae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Polymitarcyinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 1 genre actuel et ? fossile : *Ephoron* WILLIAMSON, 1802.

Sous-famille *Campsurinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954, s. lat. — 5 genres actuels : *Asthenopodes* ULMER, 1924; *Asthenopus* EATON, 1871; *Campsurus* EATON, 1868; *Povilla* NAVAS, 1911; *Tortopus* NEEDHAM & MURPHY, 1924.

Famille Ichthybotidae DEMOULIN, 1957.

Sous-famille *Ichthybotinae* subfam. nov. — 1 genre actuel : *Ichthybotus* EATON, 1899.

Famille Potamanthidae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Potamanthinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 8 genres actuels : *Leucorhoënanthus* LESTAGE, 1931; *Neopotamanthodes* HSU, 1938; *Potamanthellus* LESTAGE, 1931; *Potamanthindus* LESTAGE, 1931; *Potamanthodes* ULMER, 1920; *Potamanthus* PICTET, 1845; *Rhoënanthopsis* ULMER, 1932; *Rhoënanthus* EATON, 1881.

Famille Ephemeridae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Ephemerinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 7 genres et sous-genres actuels : *Afromera* DEMOULIN, 1956; *Eatonica* NAVAS, 1913 (avec 2 sous-genres : *Eatonica* NAVAS et *Pseudeatonica* SPIETH, 1941); *Eatonigenia* ULMER, 1939; *Hexagenia* WALSH, 1863, st. str.; *Pentagenia* WALSH, 1863. En outre, 1 genre fossile : *Parabaëtis* HAUPT, 1956.

Famille Neoephemeridae BURKS, 1953.

Sous-famille *Neoephemerinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 2 genres actuels : *Neoephemera* MCDUNNOUGH, 1925; *Neoephemeropsis* ULMER, 1939.

Superfamille Siphlonuroidea superfam. nov.

Famille Siphlonuridae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Ameletopsinae* EDMUNDS, 1957. — 4 genres actuels : *Ameletopsis* PHILLIPS, 1930; *Chaquihua* DEMOULIN, 1955; *Chiloporter* LESTAGE, 1931; *Mirawara* HARKER, 1954.

Sous-famille *Oniscigastrinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 3 genres actuels : *Oniscigaster* McLACHLAN, 1873; *Siphlonella* NEEDHAM & MURPHY, 1924; *Tasmanonophlebia* TILLYARD, 1921.

Sous-famille *Siphlonurinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954, s. restr. — 11 genres actuels : *Ameletoides* TILLYARD, 1933; *Ameletus* EATON, 1885; *Dipteromimus* McLACHLAN, 1875; *Edmundsius* DAY, 1953; *Metamonius* EATON, 1885; *Metreletus* DEMOULIN, 1951; *Nesameletus* TILLYARD, 1933; *Parameletus* BENGTSSON, 1908; *Siphlonisca* NEEDHAM, 1909; *Siphlonurus* EATON, 1868; *Siphluriscus* ULMER, 1920. En outre, 1 genre fossile : *Siphlurites* COCKERELL, 1923.

Famille Baëtidae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Baëtinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 16 genres actuels : *Apobaëtis* DAY, 1955; *Baetiella* UENO, 1931; *Baëtis* LEACH, 1815; *Baetodes* NEEDHAM & MURPHY, 1924; *Bungona* HARKER, 1957; *Callibaëtis* EATON, 1881; *Centroptiloides* LESTAGE, 1918; *Centroptilum* EATON, 1869; *Cloëodes* TRAVER, 1938; *Cloëon* LEACH, 1815; *Neobaëtis* NAVAS, 1924; *Neocloëon* TRAVER, 1932; *Paracloëodes* DAY, 1955; *Procloëon* BENGTSSON, 1915; *Pseudocentroptilum* BOGOESCO, 1946; *Pseudocloëon* KLAPALEK, 1905. En outre, un fossile appartenant à ? *Cloëon* LEACH.

Superfamille Oligoneurioidea superfam. nov.

Famille Isonychiidae EDMUNDS & TRAVER, 1954.

Sous-famille *Isonychiinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 4 genres actuels : *Coloburiscoides* LESTAGE, 1935; *Coloburiscus* EATON, 1868; *Isonychia* EATON, 1871; *Murphyella* LESTAGE, 1930. En outre, 1 genre fossile : *Cronicus* EATON, 1871.

Famille Paedephemeridae LAMEERE, 1917.

Sous-famille *Paedephemerinae* subfam. nov. — 5 genres : *Chromarcys* NAVAS, 1932 — actuel; *Ephemeropsis* EICHWALD, 1864 — fossile; *Hexagenites* SCUDDER, 1880 — fossile; *Paedephemera* HANDLIRSCH, 1908 — fossile; *Pseudoligoneuria* ULMER, 1939 — actuel.

Famille Oligoneuriidae ULMER, 1914.

Sous-famille *Oligoneuriinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 9 genres actuels : *Elassoneuria* EATON, 1881; *Homoeoneuria* EATON, 1881; *Lachlania* HAGEN, 1868; *Oligoneuria* PICTET, 1845; *Oligoneuriella* ULMER, 1924; *Oligoneurioides* DEMOULIN, 1955; *Oligoneuriopsis* CRASS, 1947; *Oligoneurisca* LESTAGE, 1938; *Spaniophlebia* EATON, 1881. En outre, un genre fossile : *Protoligoneuria* DEMOULIN, 1955.

Famille Baetiscidae ULMER, 1933.

Sous-famille *Baetiscinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 1 genre actuel : *Baetisca* WALSH, 1862.

Superfamille Heptagenioidea
superfam. nov. nec. EDMUNDS & TRAVER.

Famille Ametropodidae ULMER, 1933, s. lat.

Sous-famille *Mesoplectopterinae* DEMOULIN, 1955. — 1 genre fossile : *Mesoplectopteron* HANDLIRSCH, 1918.

Sous-famille *Ametropodinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 2 genres actuels : *Acanthametropus* TSHERNOVA, 1948; *Ametropus* ALBARDA, 1878.

Sous-famille *Metretopodinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 2 genres actuels : *Metretopus* EATON, 1901; *Siphloplecton* CLEMENS, 1915.

Famille Heptageniidae TRAVER, 1935.

Sous-famille *Pseudironinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 1 genre actuel : *Pseudiron* McDUNNOUGH, 1931.

Sous-famille *Heptageniinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954, s. restr. — 22 genres et sous-genres actuels : *Anepeorus* McDUNNOUGH, 1932; *Atopopus* EATON, 1882; *Bleptus* EATON, 1885; *Cinygma* EATON, 1885; *Cinygmina* KIMMINS, 1937; *Cinygmula* McDUNNOUGH, 1933; *Compsoneuria* EATON, 1882; *Compsoneuriella* ULMER, 1939; *Ecdyonurus* EATON, 1868; *Epeorella* ULMER, 1939; *Epeorus* EATON, 1882 (avec 4 sous-genres : *Epeorus* EATON; *Iron* EATON, 1883; *Ironodes* TRAVER, 1935; *Ironopsis* TRAVER, 1935); *Heptagenia* WALSH, 1863; *Notonurus* CRASS, 1947; *Ororotsia* TRAVER, 1939; *Paegniodes* EATON, 1882; *Rhithrogena* EATON, 1882; *Rhithrogeniella* ULMER, 1939; *Stenonema* TRAVER, 1933; *Thalerosphyrus* EATON, 1882.

Sous-famille *Arthropleinae* DEMOULIN, 1956. — 2 genres : *Arthroplea* BENGTSSON, 1909 — actuel; *Electrogenia* DEMOULIN, 1956 — fossile.

Famille Leptophlebiidae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Leptophlebiinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 45 genres et sous-genres actuels : *Adenophlebia* EATON, 1881; *Adenophlebiodes* ULMER, 1924 (avec deux sous-genres : *Adenophlebiodes* ULMER, et *Hyalophlebia* DEMOULIN, 1955); *Aprionyx* BARNARD, 1932; *Atalonella* NEEDHAM & MURPHY, 1924; *Atalomicria* HARKER, 1954; *Atalophlebia* EATON, 1881; *Atalophlebioides* PHILLIPS, 1930; *Borinquena* TRAVER, 1938; *Calliarcys* EATON, 1882; *Castanophlebia* BARNARD, 1932; *Choroterpes* EATON, 1881; *Choroterpides* ULMER, 1939; *Cryptopenella* GILLIES, 1951; *Deleatidium* EATON, 1899; *Dipterophlebiodes* DEMOULIN, 1954; *Euthraulus* BARNARD, 1932; *Fulleta* NAVAS, 1930; *Fulletomimus* DEMOULIN, 1956; *Habroleptoides* SCHOENEMUND, 1929; *Habrophlebia* EATON, 1881; *Habrophlebiodes* ULMER, 1920; *Hagenulodes* ULMER, 1920; *Hagenulopsis* ULMER, 1920; *Hagenulus* EATON, 1882; *Hermanella* NEEDHAM & MURPHY, 1924 (avec 2 sous-genres : *Hermanella* NEEDHAM & MURPHY, et *Hermanellopsis* DEMOULIN, 1955); *Homothraulus* DEMOULIN, 1955; *Isca* GILLIES, 1951; *Jappa* HARKER, 1954; *Kirrara* HARKER, 1954; *Leptophlebia* WESTWOOD, 1840 (avec 2 sous-genres : *Blasturus* EATON, 1881, et *Leptophlebia* EATON); *Massartella* LESTAGE, 1930; *Massartellopsis* DEMOULIN, 1955; *Nathanella* DEMOULIN, 1955; *Neohagenulus* TRAVER, 1938; *Paraleptophlebia* LESTAGE, 1917; *Simothraulus* ULMER, 1939; *Thraulodes* ULMER, 1920; *Thraulophlebia* DEMOULIN, 1955; *Thraulus* EATON, 1881; *Traverella* EDMUNDS, 1948; *Ulmeritus* TRAVER, 1956; *Ulmerophlebia* DEMOULIN, 1955. En outre, 1 genre fossile : *Mesobaëtis* BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER, 1889, et un représentant fossile du genre *Atalophlebia* EATON.

Superfamille Ephemerelloidea superfam. nov.

Famille Ephemerellidae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Ephemerellinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 11 genres et sous-genres actuels : *Ephemerella* WALSH, 1862 (avec 6 sous-genres : *Chitonophora* BENGTSSON, 1909; *Drunella* NEEDHAM, 1927; *Ephemerella* WALSH; *Eurylophella* TIENSUU, 1935; *Timpanoga* NEEDHAM, 1927; *Torleya* LESTAGE, 1917); *Ephemerellina* LESTAGE, 1924; *Lithogloea* BARNARD, 1932; *Teloganella* ULMER, 1939; *Teloganodes* EATON, 1882; *Teloganopsis* ULMER, 1939. En outre, 2 genres fossiles : *Mesoneta* BRAUER, REDTENBACHER & GANGLBAUER, 1889; *Turfanerella* DEMOULIN, 1954.

Famille Tricorythidae LESTAGE, 1942.

Sous-famille *Melanemerellinae* DEMOULIN, 1955. — 1 genre actuel : *Melanemerella* ULMER, 1920.

Sous-famille *Leptohyphinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 5 genres actuels : *Bruchella* NAVAS, 1920; *Leptohyphes* EATON, 1882; *Leptohyphodes* ULMER, 1920; *Tricorythafer* LESTAGE, 1942; *Tricorythodes* ULMER, 1920.

Sous-famille *Tricorythinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 2 genres actuels : *Neurocaenis* NAVAS, 1936; *Tricorythus* EATON, 1868.

Sous-famille *Dicercomyzinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 1 genre actuel : *Dicercomyzon* DEMOULIN, 1954.

Famille Prosopistomatidae LESTAGE, 1917.

Sous-famille *Prosopistomatinae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 1 genre actuel : *Binoculus* FOURCROY, 1785.

Famille Caenidae KLAPALEK, 1909.

Sous-famille *Caeninae* EDMUNDS & TRAVER, 1954. — 5 genres actuels : *Austrocaenis* BARNARD, 1932; *Brachycercus* CURTIS, 1834; *Caenis* STEPHENS, 1835; *Caenodes* ULMER, 1924; *Tasmanocoenis* LESTAGE, 1931.

TRAITS ÉVOLUTIFS DES DIVERS *Archiptera*.

I. *ARCHODONATA*.

Signalés du Carbonifère et du Permien, les Archodonates ne sont encore connus que d'une façon fort fragmentaire.

La seule forme conservée d'une façon relativement complète, *Permothemidia caudata* ROHDENDORF, n'a plus d'aile postérieure, son aile antérieure ne montre que quelques nervules transverses, et son paracerque est totalement atrophié. Par son aspect général, l'insecte fait penser quelque peu à un de nos actuels *Cloëon*.

Permothemidia caudata ROHDENDORF s'insère dans une série de formes permiennes montrant une complication progressive de la nervation longitudinale, par formation de nervules marginales, série qui constituera une superfamille nouvelle des *Permothemistoidea*, comprenant 3 familles dont j'ai proposé la création récemment (G. DEMOULIN, 1954) : *Doteridae*, *Kansasiidae* et *Permothemistidae*.

Du Carbonifère, on ne connaît qu'un fragment d'aile ayant des caractères d'Archodonate, mais possédant encore un archédictyon bien développé : *Rectineura lineata* BOLTON. Cet insecte constitue la famille des

Rectineuridae, pour laquelle je propose de créer une superfamille des *Rectineuroidea* superfam. nov.

Pour plus de détails sur ces insectes fossiles, je renvoie à mon travail de 1954.

II. *EPHEMEROPTERA*.

Les caractères généraux des Ephéméroptères sont trop bien connus pour y revenir ici. Depuis A. HANDLIRSCH (1908), on admet la subdivision de l'ordre des Ephéméroptères en deux coupes systématiques : la première réservée à une forme du Carbonifère, la seconde comprenant tous les autres Ephéméroptères, du Permien à nos jours.

A. *PROTEPHEMEROPTERA*.

Ce sous-ordre avait d'abord été nommé *Protephemeroidea* par A. HANDLIRSCH (1908). Estimant que la désinence en *oidea* doit être réservée aux superfamilles, j'ai proposé en 1956 de changer le terme en *Protephemeroptera*. C'est ce même nom que j'emploirai ici.

Pour les caractères du sous-ordre, je renvoie à mon travail de 1956. Je rappelle qu'il comprend une seule famille, *Triplosobidae*, avec une seule sous-famille, *Triplosobinae*, celle-ci constituée par un unique genre monospécifique : *Triplosoba pulchella* (BRONGNIART). Il s'agit d'une forme présentant un mélange de caractères archaïques et de traits de spécialisation, qui montre que nous sommes en présence d'un descendant déjà évolué, quoique encore fort proche, de la souche originelle des Ephéméroptères.

B. *PLECTOPTERA*.

Je maintiens pour ce sous-ordre le nom proposé par A. S. PACKARD, et qui a été admis par la majorité des Ephémérologues.

Comme indiqué plus haut, on place dans cette coupe tous les Ephémères connus depuis le Permien jusqu'à nos jours.

En 1932, R. J. TILLYARD a proposé de scinder les Plectoptères en *Permoplectoptera* (pour les formes permiennes) et *Euplectoptera*. Cette façon de voir est devenue classique. Je crois pouvoir affirmer que, s'il en est ainsi, c'est uniquement dû au fait que, jusqu'à tout récemment, la plupart des caractères morphologiques des Ephéméroptères secondaires — que A. LAMEERE, en 1917, voulait isoler comme « *Mésoplectoptères* » — étaient encore pratiquement inconnus.

Actuellement, j'estime impossible de conserver cette division. Les observations que j'ai pu effectuer sur du matériel jurassique m'ont montré

que les caractères invoqués par R. J. TILLYARD n'ont pas la valeur qu'il leur attribuait. En effet, selon cet auteur, les *Permoplectoptera* avaient quatre ailes subhomonomes, avec la base de la costa en Y (« costal brace »), tandis que les *Euplectoptera* se reconnaissaient à leur aile II réduite (au moins du quart de sa longueur initiale), et à leur aile I montrant à la base de la costa une « nervure humérale » oblique qui l'unit au radius. Or, les Ephémères jurassiques appartiennent (au moins en majorité) à deux familles dont l'une, les *Mesephemeridae*, a quatre ailes subhomonomes avec déjà une nervure humérale; l'autre, les *Paedephemeridae*, a une aile postérieure réduite de moitié, tandis que l'aile antérieure montre encore un indiscutable « costal brace ». Il n'est donc plus possible, à mon avis, de conserver les deux coupes systématiques proposées par R. J. TILLYARD.

Les *Plectoptera* sont considérés ici comme un tout, ayant une origine commune. J'y reconnais 25 familles, que je grouperai en 7 superfamilles : *Protereismatoidea, Palingenioidea, Ephemeroidea, Siphlonuroidea, Oligoneurioidea, Heptagenioidea* et *Ephemerelloidea*. Certaines de ces superfamilles sont nouvelles, d'autres sont reprises, sous une forme parfois modifiée, à G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER (1954).

1. *Protereismatoidea*. — Dans cette superfamille nouvelle, je place la plupart des formes permiennes, c'est-à-dire les *Protereismatidae*, les *Misthodotidae* et les *Eudoteridae*. Peut-être la dernière de ces familles devra-t-elle être distraite lorsqu'elle sera mieux connue. Provisoirement, on peut considérer les *Protereismatoidea* comme un ensemble monophylétique, dans lequel l'évolution spécialisatrice porte sur la sous-costale qui se raccourcit, les nervules transverses qui se raréfient, les pattes qui diminuent de longueur. Les trois familles constituantes ont en commun la subhomonomie des ailes, pourvues d'un « costal brace », et dont les nervures longitudinales se terminent à la marge externe sans trace de gémination, même ébauchée. On notera au passage, chez les *Eudoteridae*, l'origine à partir d'un point commun de CuA et CuP; ce caractère se retrouve en principe chez les *Ephemerelloidea*.

Pour les caractères systématiques des trois familles, je renvoie, entre autres, à mon travail de 1954.

C'est aussi dans cette superfamille, et sans doute dans les *Protereismatidae*, qu'il faudra apparemment placer les larves de *Phthartus*, à corps légèrement déprimé, pattes en « crabe » et cerques latéraux ciliés de part et d'autre, et 9 paires de trachéobranchies ventrales.

2. *Palingenioidea*. — Cette superfamille est également nouvelle. Elle comprendra les formes montrant une gémination nervurale de même ampleur dans les deux sexes, touchant la totalité des formes de la superfamille. Cette gémination influence toujours les radiales et les médianes antérieures (MA^2 formant paire avec IMA); mais les médianes postérieures, puis les cubitales peuvent être atteintes. A l'aile I, CuP est toujours sinueuse.

A l'origine, les quatre ailes sont subhomonomes, et le paracerque devait apparemment être développé. Mais ce dernier a été rapidement éliminé par atrophie, et toutes les formes connues en sont dépourvues. Progressivement, l'aile II s'est réduite au moins de la moitié de sa longueur inutile; les pattes, surtout celles des femelles, se sont transformées en moignons; chez les mâles, les gonostyles, d'abord pluriarticulés (au moins un long article basilaire et 6 petits distaux), ont fini par devenir simples, quoique hypertéliques.

Les larves des formes les plus anciennes *(Mesephemeridae)* ne sont pas connues. Par contre, on sait que les familles actuelles, *Palingeniidae* et *Behningiidae,* montrent deux types larvaires bien différents : larves fouisseuses banales chez les premiers, larves à trachéobranchies ventrales et pattes sans ongles, à fémurs dilatés, chez les seconds.

3. *Ephemeroidea.* — Cette superfamille est reprise de G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER, en l'amputant des deux familles actuelles appartenant aux *Palingenioidea.* A l'aile I, la CuP est ici aussi sinueuse, mais la gémination nervurale n'est jamais qu'exceptionnelle, touchant de façon d'ailleurs fort inégale les deux sexes, et souvent même certains individus seulement. Les nervures longitudinales sont toujours au complet, sauf chez quelques formes particulièrement évoluées. La nervulation transverse est bien développée.

Les caractères distinctifs entre familles sont, chez les adultes, toujours peu importants, quoique constants.

Chez les larves, on reconnaît deux types bien tranchés. Le premier, nettement dominant, rappelle celui des *Palingeniidae* : ce sont des larves « fouisseuses », si l'on entend par là un type morphologique plutôt qu'éthologique. Chez les formes les plus archaïques, les trachéobranchies sont encore disposées et étalées latéralement; elles sont ensuite devenues latérodorsales, rabattues sur les tergites abdominaux. Les *Euthyplociidae* et les *Potamanthidae* appartiennent au premier cas; le second comprend les *Polymitarcyidae,* les *Ichthybotidae* et les *Ephemeridae.* Chez toutes ces familles, les mandibules des larves sont pourvues de « défenses » d'abord incurvées vers l'intérieur, montrant ensuite un redressement en sens inverse de l'apex. Il semble possible que le développement réduit de ces défenses chez les *Potamanthidae* résulte d'une réduction secondaire.

Le second type larvaire est celui des *Neoephemeridae.* Il s'agit ici de larves légèrement déprimées, montrant une structure des trachéobranchies qui se retrouve chez certains *Ephemerelloidea* : la première paire est réduite, filiforme; la seconde est élytroïde, et cache les paires 3-6 qui sont subovalaires et frangées de longs diverticules. C'est sans doute cette morphologie trachéobranchiale qui a amené G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER (loc. cit.) à rapprocher les *Neoephemeridae* des *Caenidae* dans une superfamille des *Caenoidea.* La nervation alaire des *Neoephemeridae,* à peine discernable de celle des *Potamanthidae,* me porte cependant à les inclure dans la superfamille des *Ephemeroidea.*

4. *Siphlonuroidea*. — Cette superfamille résulte du démembrement des *Heptagenioidea* de G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER. J'y place les *Siphlonuridae* et les *Baëtidae*. Sans doute, le seul point commun entre les adultes des deux familles est le tracé régulier, non sinueux, de CuP à l'aile I. Par contre, les *Baëtidae* les plus archaïques possèdent des larves entièrement semblables à celles de nombre de *Siphlonuridae*, et cette ressemblance est si étroite qu'un rapprochement entre les deux familles, déjà proposé par maints auteurs, me paraît entièrement justifié. Ce type larvaire commun est celui dit « nageur », à corps cylindrique, cerques latéraux ciliés au bord interne, trachéobranchies bilamellées, devenant simples, latéro-dorsales. Par évolution, touchant surtout la famille des *Baëtidae*, le paracerque s'atrophie, tandis que les cerques latéraux se dénudent; les sternites thoraciques s'élargissent, les hanches s'écartent et les pattes se disposent en « crabe »; les trachéobranchies, une fois simplifiées, diminuent en nombre et restent attachées ventralement; enfin, il apparaît, à la base des pattes et sur les pièces buccales, des branchies auxiliaires dont on trouve des ébauches chez certains *Siphlonuridae*.

Chez les *Siphlonuridae*, outre le type nageur, on trouve encore deux autres types larvaires. L'un est constitué par des larves à corps peu ou pas déprimé, dont les palpes maxillaires et labiaux sont multiarticulés; l'autre comprend des larves déprimées, à trachéobranchies dorsales diminuant en nombre. Ces trois types larvaires, à mon avis, justifient l'admission de trois sous-familles : les *Siphlonurinae*, les *Ameletopsinae* et les *Oniscigastrinae*.

5. *Oligoneurioidea*. — Cette superfamille est nouvelle, et comprend des familles dont plusieurs sont tirées des *Heptagenioidea* et *Prosopistomatoidea* de G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER. Ce sont les *Isonychiidae*, les *Paedephemeridae*, les *Oligoneuriidae* et les *Baetiscidae*. Les stades évolutifs, à l'intérieur de cette superfamille, sont assez complexes. Les *Isonychiidae* ressemblent encore beaucoup aux *Siphlonuridae*, dont il ne diffèrent guère, à l'état adulte, que par l'élargissement, à l'aile I, du champ cubital antérieur. Leurs larves sont d'abord d'un type encore semi-nageur; mais, bientôt, elles deviennent bossues, de type plutôt lithophile, et acquièrent des branchies auxiliaires, buccales et sternothoraciques, qui finissent par permettre l'élimination des trachéobranchies abdominales classiques, et qui ont une signification taxonomique assez importante dans la famille. Les *Paedephemeridae* montrent une nervation alaire plus évoluée; à l'aile I, le champ de MP s'élargit et acquiert des intercalaires supplémentaires, qui peuvent s'unir aux longitudinales préexistantes; parallèlement, le champ de MA se rétrécit, et MA^1 et MA^2 deviennent concentriques. Les seuls genitalia connus sont ceux de formes fossiles : ils sont bâtis sur le même plan que ceux des *Palingeniidae* les plus archaïques. Les larves perfectionnent le type isonychidien primitif, en devenant déprimées, avec des trachéobranchies dorsales et des bran-

chies auxiliaires buccales; leur type est nettement lithophile à l'heure actuelle, mais on connaît des larves fossiles plus proches du modèle primitif. Notons aussi que l'aile de certains *Paedephemeridae* montre le début d'une évolution nervuraire qui va atteindre son maximum chez les *Oligoneuriidae*. Chez ceux-ci, en effet, outre une réduction marquée du nombre des nervules transverses qui a dû se produire de façon précoce, on observe une gémination totale des nervures longitudinales, avec disparition immédiate de IMA, MA^2 étant ici — contrairement aux *Palingenioidea* — géminée avec MP^1. Ultérieurement, non seulement IMP mais aussi certaines nervures longitudinales du champ radial disparaîtront. En même temps, les pattes s'atrophient, de même que les gonostyles qui peuvent aller jusqu'à disparaître. Quant aux larves, elles sont arrivées à un stade évolutif extrêmement proche de celui des actuels *Paedephemeridae*.

Le cas des *Baetiscidae* est quelque peu différent, du moins en ce qui concerne les larves. En effet, ici, ce stade appartient à un type rappelant d'assez près celui des *Neoephemeridae;* mais, en outre, la région antérieure du thorax s'est étirée dorsalement, pour constituer une sorte de carapace protégeant les ptérothèques et les trachéobranchies abdominales. Ce type se retrouvera, en plus poussé encore, chez certains *Ephemerelloidea*. Cependant, comme je l'ai exposé dans un travail consacré en 1956 à cette famille, j'estime que la nervation alaire, avec son champ de MA rétréci (quoique à branches non concentriques), et sa MP à intercalaires supplémentaires, rappelle trop certains *Paedephemeridae* pour qu'il n'y ait pas là, dans les deux familles, la manifestation tardive d'un potentiel évolutif hérité d'un ancêtre commun.

6. *Heptagenioidea*. — Cette superfamille n'a que peu de points communs avec celle présentée sous le même nom par G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER. J'y place les *Ametropodidae*, les *Heptageniidae* et les *Leptophlebiidae*.

Les *Ametropodidae* constituent une famille de passage entre les *Siphlonuridae* et les *Heptageniidae*. Certains de leurs représentants ont d'ailleurs tout un temps été inclus dans la dernière famille citée, et le cas inverse existe également. Les formes les plus archaïques possèdent une aile I dont le champ cubital antérieur est encore pourvu de sigmoïdales bâties sur le type de celles des *Siphlonuridae*. Ultérieurement, il se forme des paires d'intercalaires comparables à celles des *Heptageniidae*. Les larves peu évoluées sont proches de celles des *Siphlonuridae* de type nageur; ensuite, elles deviennent plus déprimées, leurs trachéobranchies se compliquent et se dorsalisent, tandis que leurs pattes antérieures acquièrent une structure d'organe de prédation. On peut reconnaître deux sous-familles : les *Metretopodinae*, plus évolués au stade imaginal, et les *Ametropodinae*, à larves plus spécialisées. On y ajoutera les *Mesoplectopterinae*, fossiles dont la larve rappelle par certains caractères celle des *Ametropodinae*. Je renvoie à mon travail de 1955 pour plus de détails.

Les *Heptageniidae* ont acquis un type morphologique très stable, avec leurs adultes à aile I possédant deux paires d'intercalaires cubitales. Les larves sont toujours déprimées, lithophiles, avec une tête en bouclier, des pattes en « crabe » et des trachéobranchies latéro-dorsales en principe bilamellaires, la lame supérieure protectrice, l'inférieure divisée en lanières trachéolaires. On connaît cependant un cas où les trachéobranchies sont, phylétiquement parlant, redevenues ventrales.

Quant aux *Leptophlebiidae*, ils sont en quelque sorte intermédiaires entre les *Heptageniidae* et les *Ephemerelloidea*. L'aile I présente des intercalaires cubitales, mais en nombre variable; l'aile II s'est assez vite réduite, allant souvent jusqu'à disparaître. Les larves ont rapidement acquis le type déprimé, quoique d'une façon moins marquée que dans la famille précédente; leurs trachéobranchies semblent avoir été bilamellaires à l'origine, les deux lames restant de forme identique, mais l'inférieure pouvant s'atrophier. On a décrit des formes copiant, d'assez loin, les larves à trachéobranchies operculaires des *Neoephemeridae* et de divers *Ephemerelloidea*. Peut-être, ultérieurement, faudra-t-il isoler les *Leptophlebiidae* dans une superfamille spéciale.

7. *Ephemerelloidea*. — Cette nouvelle et dernière superfamille comprend 4 familles provenant des débris des *Leptophlebioidea*, *Caenoidea* et *Prosopistomatoidea* de G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER. Ce sont les *Ephemerellidae*, les *Tricorythidae*, les *Caenidae* et les *Prosopistomatidae*; familles qui, à mon avis, constituent un tout phylogénétique homogène.

Les *Ephemerellidae* montrent encore certaines formes à nervation relativement peu évoluée; dans certains cas cependant, il s'est manifesté une réduction de la nervulation transverse, et un raccourcissement très poussé de l'aile postérieure; celle-ci n'a cependant pas encore disparu complètement jusqu'à présent. Les larves sont d'un type marcheur, très homogène et bien connu, propre à la famille.

Les *Tricorythidae* présentent des formes correspondant à un large éventail de traits progressifs d'évolution. Chez les représentants les plus archaïques *(Melanemerellinae)*, l'aile est encore Ephémérellidienne, mais a déjà acquis une coupe annonçant celle des forme plus évoluées; la larve est malheureusement inconnue, de telle sorte que la position systématique exacte de la sous-famille n'est pas absolument certaine. Au cours de l'évolution l'aile II s'est d'abord considérablement réduite, puis a disparu; en même temps, la nervulation transverse s'est atrophiée considérablement. Finalement, le paracerque a disparu. Au stade larvaire, les formes peu évoluées montrent une morphologie rappelant de près celle des *Ephemerellidae*; mais, par spécialisation, deux types distincts se sont différenciés, l'un à trachéobranchies operculaires, l'autre, à corps très déprimé, fémurs et sterno-thorax en ventouse. Ces types larvaires justifient la constitution de trois sous-familles, dont la création est due à G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER : *Leptohyphinae*, *Tricorythinae* et *Dicercomyzinae*.

Chez les *Caenidae*, l'aile présente une structure qui diffère légèrement de celle des *Tricorythidae* les plus évolués, mais que l'on retrouvera quelque peu chez la famille suivante. Les larves rappellent de près celles des *Neoephemeridae*, mais, à mon avis, la nervation alaire justifie parfaitement l'inclusion des *Caenidae* dans la superfamille des *Ephemerelloidea*.

Les *Prosopistomatidae*, enfin, représentent ce qui, apparemment, constitue le stade le plus spécialisé actuellement parmi les Ephéméroptères. La nervulation transverse a complètement disparu, et la presque totalité des « fourches » nervuraires sont rejetées à la base de l'aile; les pattes sont réduites, à peine fonctionnelles. Les larves ressemblent de près à celles des *Baetiscidae*, sinon qu'elles sont plus déprimées, et que la carapace thoracique est plus développée; les pièces buccales sont toutefois d'un autre type. A mon avis, cette ressemblance larvaire ne peut résulter que d'un parallélisme évolutif, et la morphologie imaginale justifie l'inclusion des *Prosopistomatidae* dans les *Ephemerelloidea*. Pour une discussion plus poussée de la question, je renvoie au travail que j'ai consacré à ce problème en 1955.

Résumé.

Essai de rapprochement des ordres *Archodonata* et *Ephemeroptera* dans un même super-ordre nouveau, pour lequel est proposé le réemploi, dans un sens restreint, de l'ancien terme *Archiptera*. Présentation d'un schéma de classification des diverses coupes taxonomiques des deux ordres susdits, et exposé résumé des traits évolutifs de ces coupes.

Index bibliographique.

N. B. — Ne sont répertoriés ici que les travaux auxquels il a été fait une allusion directe, à l'exclusion de toutes les autres publications traitant de la classification des Ephéméroptères et des Archodonates.

Demoulin, G.

1954. *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes*. (Vol. jubil. V. Van Straelen, I, p. 549.)

1954. *Quelques remarques sur les Archodonates*. (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., XC, p. 327.)

1955. *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. I. Mesephemeridae*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 39.)

1955. *Id. II. Paedephemeridae*. (loc. cit., XXXI, 55.)

1955. *A propos des affinités systématiques des Prosopistomatidae (Ephemeroptera)*. (Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belg., XCI, p. 209.)

1955. *Quelques remarques sur les composantes de la famille Ametropodidae (Ephemeroptera)*. (loc. cit., XCI, p. 342.)

1956. *Nouvelles recherches sur Triplosoba pulchella (Brongniart) (Insectes Ephéméroptères)*. (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXII, 14.)

1956. *Les Baetiscidae dans la classification des Ephéméroptères*. (loc. cit., XXXII, 35.)

EATON, A. E.

1871. *A Monograph on the Ephemeridae.* (Trans. Ent. Soc. London, 1871, p. 1.)
1883/88. *A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies.* (Trans. Linn. Soc. London, [2], Zool., III.)

EDMUNDS, G. F.

1957. *The systematic relationships of the paleantarctic Siphlonuridae (including Isonychiidae) (Ephemeroptera).* (Proc. Ent. Soc. Wash., LIX, p. 245.)

EDMUNDS, G. F. & TRAVER, J. R.

1954. *An Outline of a Reclassification of the Ephemeroptera.* (Proc. Ent. Soc. Wash., LVI, p. 236.)

HANDLIRSCH, A.

1908. *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen.* (Leipzig, Engelmann.)

LAMEERE, A.

1917. *Etude sur l'évolution des Ephèmères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)
1934. *Ephéméroptères.* (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)

MARTYNOV, A. V.

1938. *Etudes sur l'Histoire géologique et de Phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota). I. Palaeoptera et Neoptera-Polyneoptera.* (En russe). (Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U. R. S. S., VII, 4.)

PICTET, F. J.

1843. *Histoire Naturelle générale et particulière des Insectes Névroptères. Seconde Monographie : Famille des Ephémérines.* (Genève, Kessmann-Cherbuliez; Paris, Baillière; Soleure, Jent & Gassmann.)

ROHDENDORF, B. B.

1949. *Evolution et Classification de l'appareil volant des Insectes.* (En russe). (Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U. R. S. S., XVI, p. 1.)

TILLYARD, R. J.

1932. *Kansas Permian Insects. XV. The Order Plectoptera.* (Amer. Journ. Sci., [5], XXIII, p. 97.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles-3